

【第82回生涯教育講座】

神経解剖学から見た 顎運動の脳内神経機構

やす い ゆき ひこ
安 井 幸 彦

キーワード：三叉神経運動核，運動前ニューロン，大脳皮質，
大脳基底核，扁桃体，顎運動

はじめに

顎運動は摂食行動の一要素である咀嚼の中心となる運動であり，これによって口腔内に入った食物は切断粉碎され，唾液と混合されることによって嚥下に適した形状を付与される。また，顎運動は発声する場合に欠かすことができないし，情動行動の一要素として表出される場合もある。

本稿では顎運動の制御に関わる大脳皮質，大脳基底核および扁桃体の出力がどのような経路で三叉神経運動核へ伝達されるかを，神経解剖学的立場から概説する。

1. 三叉神経運動核ニューロンの支配筋対応配列

顎運動は主に下顎骨に付着している筋群の働きによって遂行され，これらの筋群には，一般に咀嚼筋と呼ばれる咬筋，側頭筋，内側および外側翼突筋の4種類の筋の他に，顎二腹筋（前腹と後腹），顎舌骨筋，オトガイ舌骨筋などのいわゆる舌骨上筋群に分類されるものが含まれる。そして，咀嚼筋，顎二腹筋前腹および顎舌骨筋は三叉神経

運動核の，顎二腹筋後腹は副顔面神経核（三叉神経運動核と顔面神経核との間に位置する）の，オトガイ舌骨筋は第1頸髄（ネコやサルの実験では舌下神経核）の運動ニューロンによって，それぞれ支配されている。

三叉神経運動核は橋被蓋の上外側部で，三叉神経主感覚核の内側方に位置する神経核である。上述した筋群を支配する運動ニューロンは三叉神経運動核内で無秩序に存在しているのではなく，各筋を支配する運動ニューロンはそれぞれ核内で集合してサブグループを形成している。図1に示すように，三叉神経運動核の背外側部は広い領域を占め，ここには咬筋や側頭筋などの閉口筋を支配する運動ニューロンが集合し，腹内側部は狭く，ここには顎二腹筋前腹や顎舌骨筋などの開口筋を支配する運動ニューロンが集合している¹⁾。

このような核内における運動ニューロンの集合様式は支配筋対応配列と呼ばれ，その他の脳神経運動核や脊髄の前角にも認められる。

2. 三叉神経運動核の運動前ニューロン

顎運動は三叉神経運動核の運動ニューロンが末梢性あるいは中枢性の入力を受けることによって遂行される。これらの入力の中には，大脳皮質な

Yukihiko YASUI

島根大学医学部解剖学講座神経形態学
連絡先：〒693-8501 出雲市塩冶町89-1



図1 三叉神経運動核における運動ニューロンの支配筋対応配列

ネコの三叉神経運動核を吻尾方向の3断面で示す。D: 顎二腹筋前腹支配ニューロン, H: 顎舌骨筋支配ニューロン, M: 咬筋支配ニューロン, P: 内側・外側翼突筋支配ニューロン, T: 側頭筋支配ニューロン

どの上位中枢からのものが直接三叉神経運動核に至る場合もあるが、それはごくわずかであって、ほとんどの入力は運動前ニューロンと呼ばれるニューロンを介して三叉神経運動核に伝えられる。すなわち、三叉神経運動核に直接投射線維を送るニューロンが三叉神経運動核の運動前ニューロンであり、これらは下位脳幹といわれる橋や延髄に多数存在している⁹⁾。

三叉神経中脳路核のニューロンは閉口筋の筋紡

錘や歯根膜の圧受容器からの情報を直接三叉神経運動核に伝える運動前ニューロンであるが、末梢からの体性感覚情報を中継して三叉神経運動核に伝える運動前ニューロンは三叉神経主感覚核や三叉神経脊髄路核にも存在する。これに対して、脳内の上位中枢からの情報を中継する運動前ニューロンは、そのほとんどが三叉神経運動核周囲の網様体や延髄の小細胞性網様体、すなわち外側網様体に存在している (図2)。三叉神経運動核周囲

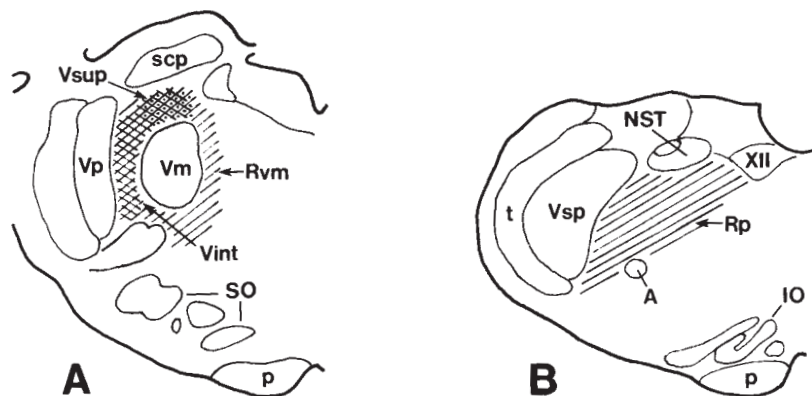


図2 三叉神経運動核の運動前ニューロンが存在する橋 (A) および延髄 (B) の網様体

ラットの脳 (横断面) で示す。A: 疑核, IO: 下オリーブ核, NST: 孤束核, p: 錐体, Rp: 小細胞性網様体, Rvm: 三叉神経運動核周囲網様体, scp: 上小脳脚, SO: 上オリーブ核, t: 三叉神経脊髄路, Vint: 三叉神経間領域, Vm: 三叉神経運動核, Vp: 三叉神経主感覚核, Vsp: 三叉神経脊髄路核, Vsup: 三叉神経上領域, XII: 舌下神経核。

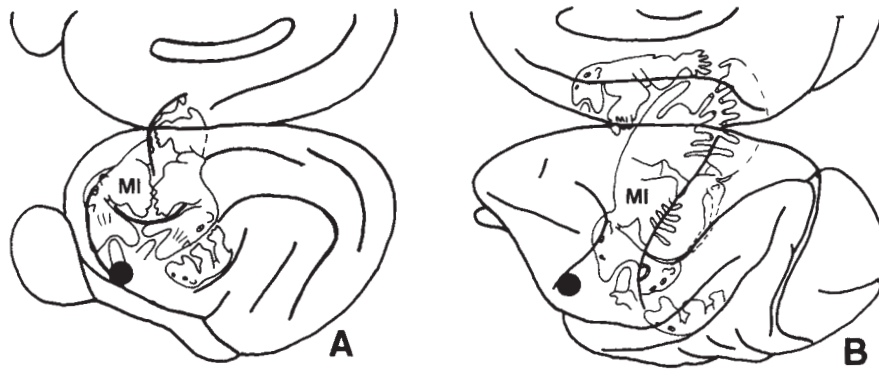


図3 ネコ (A) とサル (B) の大脳皮質運動野 (MI) と大脳皮質咀嚼野 (黒丸)

の網様体の中で、三叉神経主感覚核と三叉神経運動核との間の領域は三叉神経間領域と呼ばれ、三叉神経運動核の背側から吻背側方にかけての領域は三叉神経上領域と呼ばれている。

延髄の小細胞性網様体には、顔面神経核や舌下神経核に投射線維を送る運動前ニューロンも数多く存在していることが知られ、その中には軸索側枝によって複数の運動神経核に同時に投射するものがあり、顎運動と舌運動や顔面運動との協調に関わると考えられている³⁾。

3. 顎運動の中枢性制御

大脳皮質や扁桃体などを刺激すると顎運動が起こることや、大脳基底核が損傷されると顎運動に異常が生じることは古くから知られている。以下では、大脳皮質、大脳基底核および扁桃体から三叉神経運動核に至る投射系について述べる。

(1) 大脳皮質

顎運動に直接関与する大脳皮質領域には、まず大脳皮質運動野の最腹側部に位置する顔運動野があり、舌筋と顔面筋の運動の制御や定常的噛みしめ時の閉口筋の持続的収縮の強さの制御において重要な役割を果たすと考えられている。さらに、

顔運動野の腹側方に位置する大脳皮質咀嚼野がある。咀嚼野はその反復刺激によってリズムカルな顎運動を起こすことができる皮質領域であって、下位脳幹にある顎運動のリズム形成機構をその下行性投射によって支配し、咀嚼運動の発現やリズム周期の調節を行うと考えられている。また、咀嚼中には体性感覚野から口腔内の食物や咬合圧などに関する情報を受けて、それらの情報をもとに、一連の咀嚼運動を円滑に行うように機能しているという。ネコの大脳皮質咀嚼野は眼窩回にあるとされる (図3A) が、その吻内側方の前シルビウス溝外側堤に続く領域も含まれるようである^{4,5)}。サルの咀嚼野は運動前野 (6野) のうち、6b α 野にあるとされる⁶⁾ (図3B)。ラットでは、反復刺激によってリズムカルな顎運動が起こる皮質領域は運動野に位置する A-area と無顆粒性島皮質に位置する P-area の2カ所に見つかっている⁷⁾。

大脳皮質から起こって中脳以下の脳幹や脊髄に達する皮質線維はすべて第V層の錐体細胞から起こり、その伝達物質は興奮性のグルタミン酸であることが知られている。そして、顎運動の制御に関与する大脳皮質から三叉神経運動核への連絡は、少なくとも下位脳幹の外側網様体に存在する運動前ニューロンを介する多シナプス性投射によると

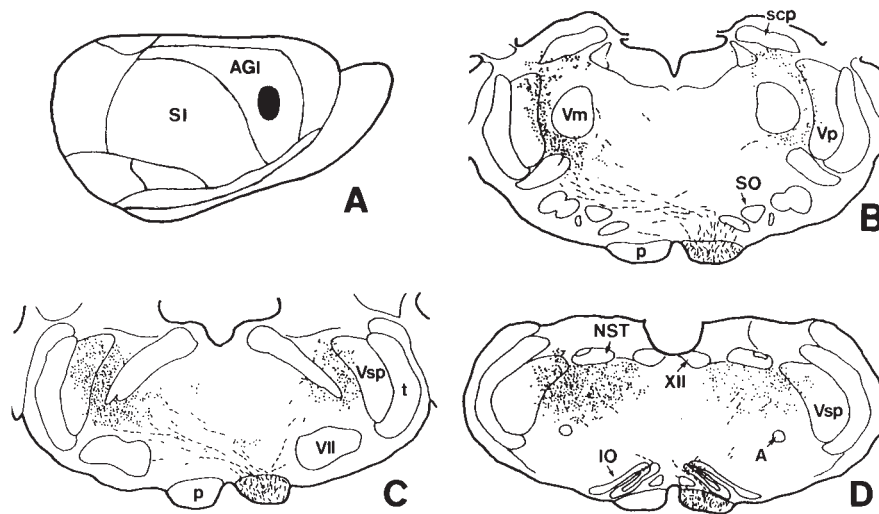


図4 大脳皮質顎運動野の下位脳幹への投射

ラットの顎運動野に順行性標識物質（ビオチン化デキストランアミン）を注入したときに見られる標識終末の下位脳幹における分布を示す。Aにおける黒塗りの部分が注入部位を、B-Dにおける短線が標識線維を、黒点が標識終末を、それぞれ示す。AGI：外側無顆粒性皮質，SI：体性感覚野，VII：顔面神経核。その他の略語は図2と同じ。

考えられる。図4はラットの外側無顆粒性皮質（運動野）の顎領域に順行性標識物質を注入した場合の標識線維の下位脳幹における分布を示すが、三叉神経運動核には投射線維の分布は見られず、運動前ニューロンが存在する三叉神経運動核周囲の網様体や延髄の小細胞性網様体に両側性で反対側優位に多数の線維終末が認められる。我々はネコの咀嚼野に順行性標識物質を注入した場合にも同じような結果を得ている⁵⁾。このような大脳皮質からの投射様式はサルでも同様であるが、サルの場合には一部の投射線維が直接、三叉神経運動核に達するという報告がある。

(2) 大脳基底核

大脳半球の深部に位置する大脳基底核は広範囲の大脳皮質から情報を受け、運動皮質へ司令を送っている。すなわち、被殻と尾状核からなる線条体が大脳皮質から入力を受け、出力部位である

淡蒼球内節や黒質網様部から視床を介して大脳皮質に大脳基底核からの情報が送られているのである。そして、このようなループが形成されることによって、目的にあった運動が選択され、不必要な運動は発現しないように仕組みられていると考えられている。我々は、そのような神経回路の一部として、顎運動に関係する黒質網様部－視床束傍核－大脳皮質路や黒質網様部－視床束傍核－線条体路が、ラットにおいて存在することを明らかにした⁸⁾。

大脳基底核はさらに、脳幹の運動機構を直接支配して運動の発現や調節に関わっていると考えられている（詳しくは文献9参照）。すなわち、大脳基底核の出力部位の一つである黒質網様部には、眼球や顎の運動に際して発火するニューロンや発火パターンを変えるニューロンの存在が以前から知られていたが、最近では黒質が上丘や網様体に出力して眼球運動や顎運動に関わることが示唆さ

れている。我々は、黒質網様部のニューロンが延髄の小細胞性網様体に存在する三叉神経運動核の運動前ニューロンにシナプス結合すること¹⁰⁾および黒質網様部のニューロンが小細胞性網様体に投射する上丘のニューロンにシナプス結合すること¹¹⁾を証明し、黒質網様部から直接、あるいは黒質網様部から上丘を介して三叉神経運動核の運動前ニューロンプールに連絡する経路があることを形態学的立場から示唆した。この場合、黒質網様部から上丘や小細胞性網様体への投射はGABA(γ-アミノ酪酸)を伝達物質とする抑制性投射であり、抑制性線条体-黒質投射路が働くことによって、上丘や小細胞性網様体のニューロンが脱抑制され、その結果、顎運動が発現されるのではないかと考えられる。我々はまた、小細胞性網様体に投射する上丘のニューロンの中には、軸索側枝でもって頸髄に投射するものがあることを、二重標識法で証明した¹²⁾。上丘から頸髄への投射は頭部の運動制御にとって重要であり、我々の実験結果は上丘が顎運動とそれに連関する頭部の動きの調和にも一役を担っていることを示唆する。

(3) 扁桃体

扁桃体は解剖学的大脳基底核の一部として記載されているが、最近ではむしろ学習、記憶、情動など、高次脳機能を担う辺縁系の重要な要素として扱われることが多い。一方、視床下部は解剖学的にも機能的にも辺縁系と密接な関係にあり、傍辺縁系に分類される。扁桃体は脳幹、視床、さらには大脳皮質連合野からさまざまな感覚情報を受ける。そして、海馬体から入力する周囲の状況や文脈などの情報に基づいて、これらの感覚刺激が自分にとってどのような意味をもつか、有益か有害かなどの判断、すなわち生物学的価値の評

価を行う。その結果として、情動の表出や主観的体験が生じると考えられる。情動の表出とは、外に現れて目に見える変化(行動反応)とそれに伴う体内の変化(内分泌反応および自律神経反応)をいい、これらの反応を起こすための出力は主に扁桃体の中心核から発し、その多くは視床下部を介して引き起こされる。最近、我々はこのような情動における内分泌反応や自律神経反応を引き起こす神経路の一つとして、扁桃体中心核から分界条床核の一部である分界条傍核を介して視床下部室傍核に至る経路が存在することを証明した¹³⁾。

実験動物の扁桃体を電氣的に刺激したり、破壊したりすると、情動行動や自律神経機能に変化を生じることがよく知られており、扁桃体の刺激が顎運動に影響を及ぼすことも報告されている。そこで、我々は扁桃体から三叉神経運動核へ至る連絡路の存在を想定し、これを明らかにした。すなわち、扁桃体中心核の投射線維と三叉神経運動核の運動前ニューロンの分布が延髄の小細胞性網様体の背側部で一致し(図5)、これらの線維とニューロンがシナプス形成することを示した¹⁴⁾。さらに、扁桃体中心核が視床下部外側野の中で視床下核に接する領域(視床下核傍核)に投射線維を送ること¹⁵⁾、およびこの領域が三叉神経運動核周囲の網様体や延髄の小細胞性網様体に投射線維を送り、三叉神経運動核の運動前ニューロンとシナプス形成することを確認している(Notsuら、未発表)。このように、扁桃体は直接的に、あるいは視床下部を介して間接的に三叉神経運動核の運動前ニューロンに連絡し、おそらく情動行動としての顎運動の制御に関わっていると考えられる。しかし、両経路の明確な機能的意義やその違いについては現在のところ不明である。

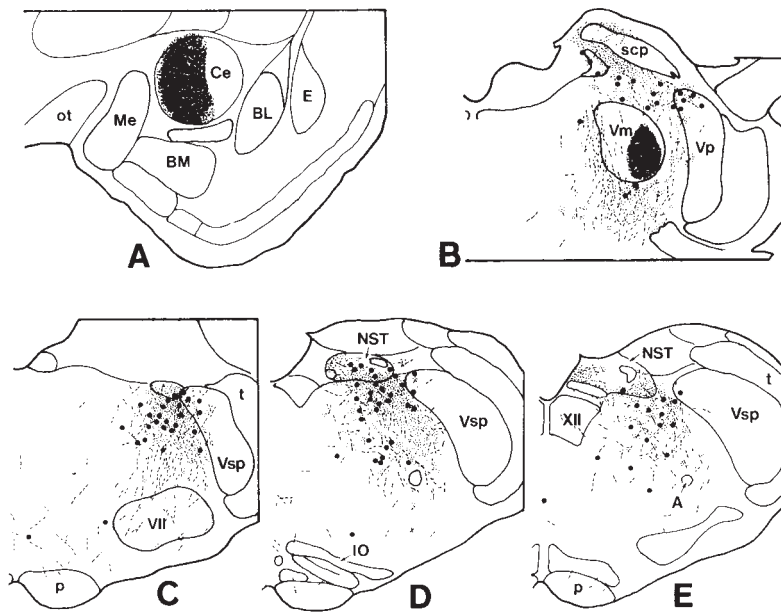


図5 扁桃体中心核から三叉神経運動核への投射

同一ラットの扁桃体中心核に順行性標識物質（ビオチン化デキストランアミン）を（Aの黒塗りの部分）、三叉神経運動核に逆行性標識物質（コレラ毒Bサブユニット）を（Bの黒塗りの部分）、それぞれ注入したときに見られる標識線維（短線）、標識終末（黒点）および標識ニューロン（黒丸）の下位脳幹における分布を示す。BL：基底外側核、BM：基底内側核、Ce：中心核、E：梨状内皮質、Me：内側核、ot：視索。その他の略語は図2、図4と同じ。

おわりに

以上、顎運動の制御に関わる大脳皮質、大脳基底核および扁桃体から三叉神経運動核への下行性投射について概説した。顎運動の脳内神経機構を

さらに理解するためには、今後もシステムとしてのニューロン連絡について研究を続けていくことが大切であり、その研究成果は顎運動の異常を神経学的に理解するためにも有用であると考えられる。

文 献

- 1) Mizuno N., Konishi A., Sato M., Localization of masticatory motoneurons in the cat and rat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *J. Comp. Neurol.*, 164: 105-116, 1975.
- 2) Mizuno N., Yasui Y., Nomura S., Itoh K., Konishi A., Takada M., Kudo M., A light and electron microscopic study of premotor neurons for the trigeminal motor nucleus. *J. Comp. Neurol.*, 215: 290-298, 1983.
- 3) Li Y.Q., Takada M., Mizuno N., Premotor neurons projecting simultaneously to two orofacial motor nuclei by sending their branched axons. A study with a fluorescent retrograde double-labeling technique in the rat. *Neurosci. Lett.*, 152: 29-32, 1993.
- 4) Iwata K., Itoga H., Ikukawa A., Hanashima N., Sumino R., Movements of the jaw and orofacial regions evoked by stimulation of two different cortical areas in cats. *Brain Res.* 359: 332-337, 1985.
- 5) Yasui Y., Itoh K., Mitani A., Takada M., Mizuno N., Cerebral cortical projections to the reticular regions around the trigeminal motor nucleus in the cat. *J.*

- Comp. Neurol., 241: 348-356, 1985.
- 6) Woolsey C.N., Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. In: Biological and Biochemical Basis of Behavior. (Eds.) Harlow H.F. and Woolsey C.N., The University of Wisconsin Press, Madison, pp. 63-81, 1958.
 - 7) Sasamoto K., Zhang G., Iwasaki M., Two types of rhythmical jaw movements evoked by stimulation of the rat cortex. Jpn. J. Oral Biol., 32: 57-68, 1990.
 - 8) Tsumori T., Yokota S., Ono K., Yasui Y., Nigrothalamostriatal and nigrothalamocortical pathways via the ventrolateral parafascicular nucleus. Neuroreport 14: 81-86, 2003.
 - 9) 安井幸彦 : 大脳基底核の脳幹投射—黒質からの出力—. 島根医学23 : 12-19, 2003.
 - 10) Yasui Y., Tsumori T., Ono k., Kishi T., Nigral axon terminals are in contact with parvicellular reticular neurons which project to the motor trigeminal nucleus in the rat. Brain Res., 775: 219-224, 1997.
 - 11) Tsumori T., Yasui Y., Organization of the nigro-tecto-bulbar pathway to the parvicellular reticular formation: a light- and electron-microscopic study in the rat. Exp. Brain Res., 116: 341-50. 1997.
 - 12) Yasui Y., Ono K., Tsumori T., Yokota S., Kishi T., Tectal projections to the parvicellular reticular formation and the upper cervical spinal cord in the rat, with special reference to axon collateral innervation. Brain Res., 804: 149-154.1998.
 - 13) Tsubouchi K., Tsumori T., Yokota S., Okunishi H., Yasui Y., A disynaptic pathway from the central amygdaloid nucleus to the paraventricular hypothalamic nucleus via the parastrial nucleus in the rat. Neurosci. Res., 59: 390-398, 2007.
 - 14) Yasui Y., Tsumori T., Oka T., Yokota S., Amygdaloid axon terminals are in contact with trigeminal premotor neurons in the parvicellular reticular formation of the rat medulla oblongata. Brain Res., 1016: 129-34, 2004.
 - 15) Tsumori T., Yokota S., Qin Y., Oka T., Yasui Y., A light and electron microscopic analysis of the convergent insular cortical and amygdaloid projections to the posterior lateral hypothalamus in the rat, with special reference to cardiovascular function. Neurosci. Res., 56: 261-269, 2006.